BULLETIN OF BOTANICAL RESEARCH

第12卷，第4期　　　　1992年10月
Vol. 12, No.4　　　　Oct., 1992

# 蒿属与邻近属的谱系分支分析

蒋　林　　林有润

# CLADISTIC ANALYSIS OF ARTEMISIA LINN. WITH ITS ALLIES

Jiang Lin　　Ling Yeou-ruenn

〔**摘　要**〕 本文首次报道“蒿属与邻近属的谱系分支分析”，结果如下：在蒿自然群中，蒿属和绢蒿属及线叶菊属和栉叶蒿属各为一对姐妹群，后一对姐妹群还与毛蒿自然群有较近的亲缘关系；紊蒿属和百花蒿属在进化过程中，作为两个独立的属，很早就与蒿自然群其它属分化出。在蒿属各组中，腺毛蒿组和白苞蒿组为一对姐妹群，并与艾组构成姐妹关系；龙蒿亚属三个组（龙蒿组、牡蒿组和球蒿组）的亲缘关系很接近，且与灰蒿组有较近的亲缘关系。

研究的结果支持林有润的蒿属与蒿自然群的演化假说和紊蒿作为一个独立的属的观点以及将中国蒿属分为蒿亚属和龙蒿亚属以及七个组的观点。根据谱系分支分析的结果以及形态上的特征，建议在蒿属下建立一新亚属，灰蒿亚属。

**关键词**　蒿属；蒿自然群；毛蒿自然群；谱系分支分析

蒿属*Artemisia* Linn。自林奈1753年建立到现在共记载有380余种，是菊科最大的属之一。它隶属春黄菊族 Trib。*Anthemideae* 的菊亚族 Subtrib。*Chrysantheminae* 下蒿自然群 Gres *Artemisiae*（林有润 1982）。该自然群还包括紊蒿属 *Elachanthemum* Ling et Y. R. Ling。百花蒿属 *Stilpnolepis* Krasch.、亚菊属 *Ajania* Poljak.、画笔菊属*Ajaniopsis* Shih、女蒿属*Hippolytia* Poljak.. 喀什菊属 *Kaschgaria* Poljak.、线叶菊属 *Filifolium* Kitam。、栉叶蒿属 *Neopallasia* Poljak.、石胡荽属 *Centipeda*

---

蒋林，林有润：广州，中国科学院华南植物研究所（South China Institute of Botany, Academia Sinica; Guangzhou 510650）。

本文原为硕士毕业论文的一个子题目。第一作者为论文主要执笔者，第二作者为学术导师（It's originallyis a subi tem of MD-thesis. The first author is the main writer and the second is the Tutor of the MD-item).

张英湘同志协助电子计算机工作，谨此谢忱。

Lour. 以及绢蒿属 *Seriphidium* Poljak。据报道这群植物可能起源于亚洲北部，而现代分布中心在欧亚及北美两大陆的温带、寒温带地区，其分布区密集中心则在亚洲温带及亚热带地区，分布区向南扩散到非洲、中美洲及亚洲南部、东南部，极少数种分布到大洋洲。全世界约有380余种。

蒿自然群特别是蒿属种类多、分布广、分化复杂，过去许多学者大多着眼于经典分类的研究，对蒿属、亚属组、以及邻近属的系统位置长期有争论。作者通过谱系分支分析，试图对蒿属演化系统以及蒿自然群内各属间的亲缘关系等做一初步的探讨。

## 一、材料和方法

本研究是以形态为基础而进行的。通过对标本的研究，结合资料描述，得到分类群的性状分布矩阵。数量性状的二元化是以比较明显的间断划界。性状的极性化主要以外类群比较法（Eldredge & Cracraft 1980；Watrous & Wheeler 1981）进行。

通过 Wagner 算法（Wagner's algorithm Kulge & Farris，1969）求得各分类单元之间的距离，并据此按一定的原则将各单元逐次顺序连接成一分支图。所有数据在PS/2个人机上处理，所用程序为 James Farris 的 hennig 86 version 1.5。

## 二、单系类群及外类群的确定

分支系统学的内类群应该是一个单系类群（monophyleticgroup），也就是同一个祖先的全部后代。性状的极性分析有待于外类群（outgroup）的确定。

林有润(1982)在系统研究蒿属的演化系统及蒿属与邻近属的亲缘关系后，认为蒿属及邻近属起源于近似“母菊植物型”的原始植物，并进化为蒿自然群的原始种。进化的主枝上的原始种类是蒿属莳萝蒿组，由莳萝蒿组进化的无托毛类的艾蒿组及其它组和近邻属；其进化分枝上的紊蒿属也是原始的属，和另一原始的单种属——百花蒿属。毛蒿自然群 Gres *Picrothani*（包括 *Asaemia* Harvey，*Brachymeris* DC.，*Gymnopentzia* Benth. 及 *Peyrousea* DC.）起源于蒿自然群的祖先种（图 Fig. 3）。

因此，蒿自然群本身不是一个单系类群，而是个并系类群(paraphyletic group)，不能单独进行谱系分支分析。而蒿自然群和毛蒿自然一起则可构成一单系类群。母菊自然群为外类群（outgroup）(即最近缘的类群）。

## 三、性状的极性分析

根据外类群比较原始，对该单系类群的30个形态性状进行极性分析，得出的结果为（性状状态“0”代表祖征，“1”代表衍征，“2”代表二级衍征，“3”表示三级衍征）：

* 1. 习性：一、二年生草本（0）→一、二年生草本和多年生草本，半灌木（1）→多年生草本或灌木，半灌木（2）

* 2. 叶：羽状分裂，小裂片狭线形，细而柔（0）→小裂片狭线形，质硬，或小裂片栉齿型（1）→宽裂片型或不分裂（2）

* 3. 植株：无腺毛（0）→有腺毛（1）

*4. 头状花序：大（0）→较大（1）→小（2）

*5. 头状花序：半球形、近球形（0）→卵球形、球形（1）→椭圆形、卵圆形（2）

*6. 头状花序：有毛（0）→无毛（1）

*7. 头状花序：总苞片内外层等长（0）→部分内层较外层长（1）→全部内层较外层长（2）

8. 头状花序：总苞片2—4层（0）→4—6层（1）

*9. 头状花序：总苞片革质（0）→草质，边缘膜质（1）→膜质或近膜质（2）

*10. 头状花序：花序基部无小苞片（0）→有小苞片（1）

11. 头状花序：花向心开放（0）→离心开放（1）

*12. 头状花序：单生（0）→排成圆锥总状，穗状花序（1）→排成伞房状的圆锥花序（2）

13. 头状花序：单生叶腋（0）→非单生叶腋（1）

*14. 头状花序：花80—100朵（0）→30—80朵（1）→5—30朵（2）

15. 头状花序：异型两性花（0）→同型两性花（1）

*16. 雌花：花冠檐部3—4裂（0）→2—3裂（1）→2裂（2）→全缘（2）

17. 雌花：花冠瓶状或喇叭状（下部膨大）（0）→管状或花冠退化（1）

18. 雌花：花冠上部无浓密的毛（0）→有浓密的毛（1）

19. 两性花：花冠5裂（0）→4裂（1）

*20. 两性花：中央花孕育（0）→部分孕育（1）→不孕育（2）

*21. 雄蕊：花药顶端附属物钝三角形（0）→三角形（1）→披针形或线形（2）

*22. 雄蕊：两性花为聚药雄蕊（0）→离生的雄蕊（1）

*23. 雌蕊：开花时花柱伸长（0）→不伸长（1）

*24. 雌蕊：花柱与花冠等长（0）→花柱长及花冠中部（1）

*25. 雌蕊：花柱先端2叉（0）→部分2裂，不叉开（1）→全部2裂，不叉开（2）

*26. 雌蕊：花柱先端非棒状、漏斗状（0）→棒状、漏斗状（1）

*27. 两性花的雌蕊：中央两性花子房不退化（0）→退化子房小（1）→退化的子房不存在或不明显(2)

28. 受粉方式：开花受粉（0）→闭花受粉（1）

29. 果实：瘦果圆、饱满（0）→略扁（1）

30. 果实：果壁具纵纹（0）→果壁为不明显细纵纹（1）

其中18个带*也是蒿属的分析性状。

由上述结果，得出该单系类群的性状数据矩阵(表 1)和蒿属的性状数据矩阵(表2)。

## 四、运算结果

1．根据表1，第一次运算使得所有性状同等加权，用 mhennig* 命令分析，得到2个蒿自然群和毛蒿自然群最简约的分支图。其中有些性状一致性系数（consistency index)和保留系数（retention index)很低。第二次运算时，根据性状的保留系数对它们进行加权，用code>mhennig* 命令分析，得出4个最简约的分支图。最后用Nelsen命令对这4个分支图一致化（nelsen consensus）得到一致化的蒿自然群和毛蒿自然群分支图（见图 1)。

2．根据表2，用 mhennig* 命令进行运算分析，得到唯一的蒿属组水平的分支图（详见图 2）。

表 1 蒿自然群和毛蒿自然群性状数据矩阵

**Tab. 1 The matrix of character of Gres *Artemisiae* & Gres *Picrothamni***

| TAXON | CHARACTER MATRIX | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Ancestor | 00000 | 00000 | 00000 | 00000 | 00000 | 00000 |
| *Artemisia* | 11011 | 11011 | 01110 | 11001 | 10111 | 11000 |
| *Seriphidium* | 21022 | 12110 | 11121 | 01000 | 20112 | 10100 |
| *Elachanthemum* | 01000 | 00010 | 00101 | 00002 | 00000 | 02000 |
| *Stilpnolepis* | 22000 | 10020 | 00101 | 21002 | 00000 | 00011 |
| *Ajania* | 22112 | 02020 | 02120 | 01000 | 10000 | 00000 |
| *Ajaniopsis* | 01012 | 12000 | 02100 | 21100 | 10000 | 00011 |
| *Hippolytia* | 21012 | 12000 | 02101 | 00000 | 10001 | 10011 |
| *Kaschgaria* | 20012 | 02010 | 02120 | 21000 | 10001 | 10000 |
| *Filifolium* | 20012 | 00000 | 02110 | 21012 | 10001 | 12000 |
| *Neopallasia* | 11012 | 00010 | 01120 | 21001 | 10001 | 12000 |
| *Centipeda* | 01021 | 00010 | 00020 | 31010 | 11000 | 00011 |
| *Gres Picrothamni* | 11022 | 12010 | 01100 | 31012 | 10001 | 12011 |

表 2 蒿属性状数据矩阵

**Tab. 2 The matrix of character of *Artemisia* L.**

| TAXON | CHARACTER MATRIX | | | |
|---|---|---|---|---|
| Sect. *Absinthium* DC. | 01000 | 00000 | 00000 | 000 |
| Sect. *Abrotanum* Bess | 11010 | 10000 | 10000 | 000 |
| Sect. *Artemisia* | 22011 | 11000 | 11000 | 000 |
| Sect. *Artanacetum* (Rzazad.) Poljak. | 20011 | 11001 | 11000 | 000 |
| Sect. *Viscidipubes* Y. R. Ling | 22111 | 11200 | 11000 | 000 |
| Sect. *Albibractea* Y. R. Ling | 22011 | 11210 | 21000 | 000 |
| Sect. *Dracunculus* Bess. | 20011 | 11000 | 11111 | 111 |
| Sect. *Latilobus* Y. R. Ling | 21011 | 11000 | 21111 | 112 |
| Sect. *Turaniphytum* (Poljak.)Y. R. Ling | 20011 | 11100 | 21111 | 111 |

## 五、结论和讨论

1. 分支图表明：(1) 在蒿自然群中,蒿属和绢蒿属是一对姐妹群(sister group)两者有很近的亲缘关系；线叶菊属和栉叶蒿属也是亲缘关系很近的一对姐妹群；紊蒿属和百花蒿属在进化过程中，作为两个独立的属，很早就与蒿自然群其它属分化出，可能是蒿自然群进化主支上的侧枝。这与林有润（1982）的观点基本一致。线叶菊属和栉叶蒿属还与毛蒿自然群有较近的亲缘关系。(2) 在蒿属各组中，莳萝蒿组 Sect. *Absinthium* DC. 和艾蒿组 Sect *Abrotanum* Bess. 有较近的亲缘关系；腺毛蒿组 Sect. *Viscidipubes* Y. R. Ling和白苞蒿组 Sect. *Albibractea* Y. R. Ling为一对姐妹群，并与艾组 Sect. *Artemisia* 构成姐妹关系。牡蒿组 Sect. *Latilobus* Y. R. Ling 和球蒿组 Sect.

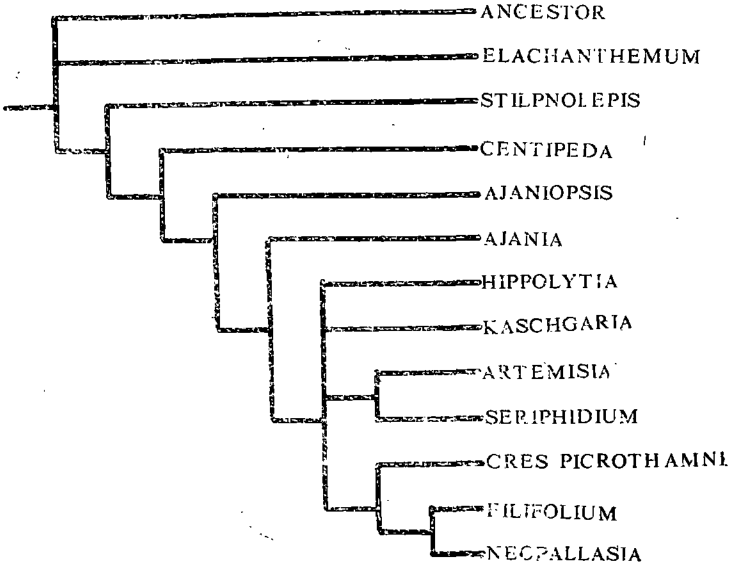

图 1 蒿自然群和毛蒿自然群分支图

Fig. 1 Cladogram of Gres *Artemisiae* and Gres ***Picrothamni***

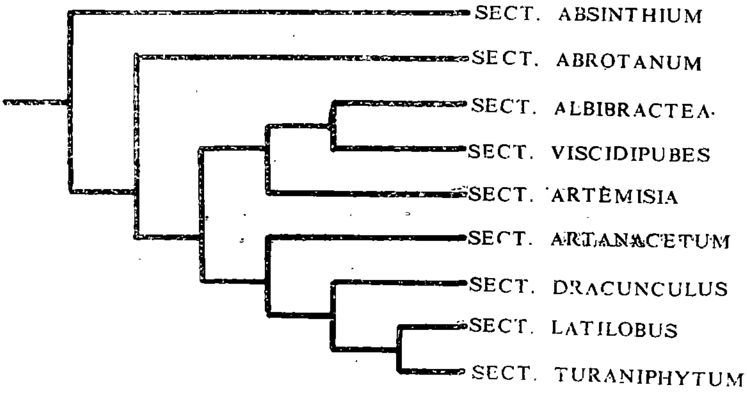

图2 蒿属（组水平）分支图

Fig. 2 Cladogram of *Artemisia* L. (Secs. Level)

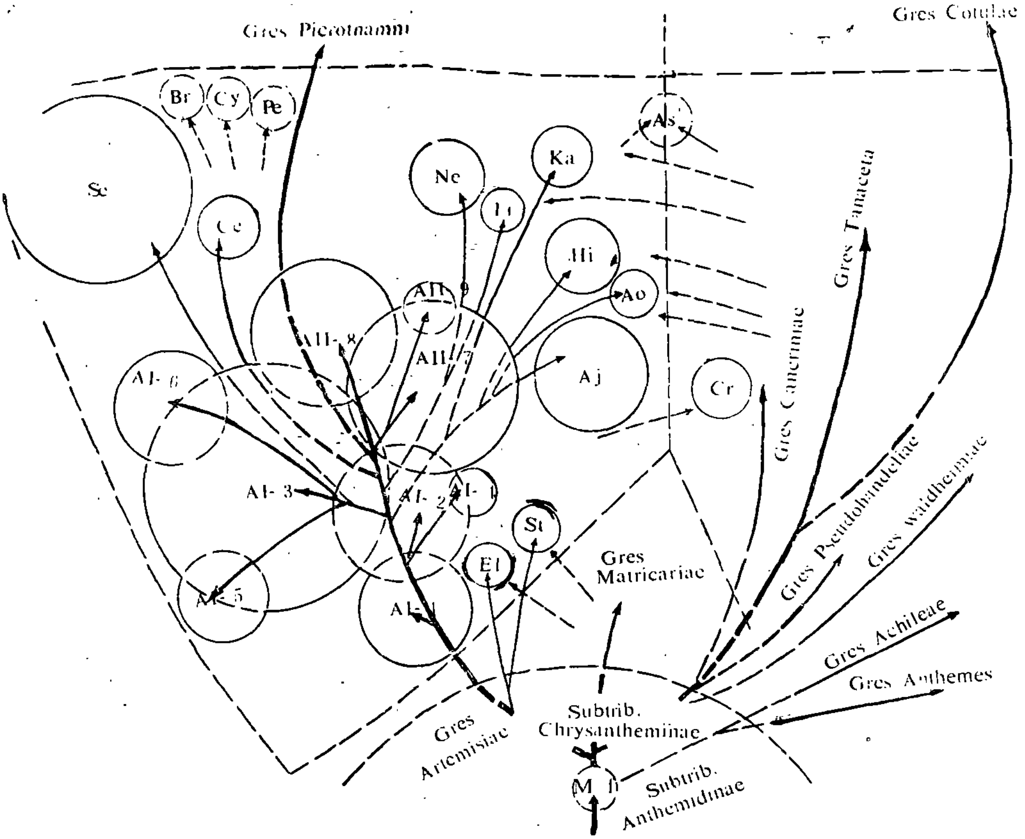

图 3 春黄菊族Trib. Anthemideae亲缘关系图
Phylogenetic chart of genera of Gres *Artemisiae*by Y. R. Ling (1982)

El--*Elachanthemum* Ling et Y. R. Ling 紊蒿属；St--*Stilpnolepis* Krasch. 百花蒿属；A--*Artemisia* Linn. 蒿属；Aj--*Ajania* Poljak. 亚菊属；Hi--*Hippolytia* Poljak. 女蒿属；Ao--*Ajaniopsis* Shih 画笔菊属；Ka--*Kaschgaria* Poljak. 喀什菊属；Fi--*Filifolium* Kitam. 线叶菊属；Ne--*Neopallasia* Poljak. 栉叶蒿属；Ce--*Centipeda* Lour. 石胡荽属；Se--*Seriphidium* Poljak. 绢蒿属；Cr--*Crossostephium* Lour. 蕲艾属；Br--*Brachymeris* DC. 南非毛蒿属；Gy--*Gymnopentzia* Benth. 南非对叶蒿属；Pe--*Peysousea* DC. 南非鳞叶蒿属；As--*Asaemia* Harv. 南非鳞叶蒿属；M-f--Matricaria-form 原始的母菊型植物.

*Artemisia* Linn. 蒿属分亚属组名称：AI 蒿亚属 Subgen. I. *Artemsisa*：AI-1. 苦艾蒿组 Sect. *Absinthium* DC.；AI-2. 艾蒿组 Sect. *Abrotanum* Bess.；AI-3. 艾组 Sect. *Artemisia*；AI-4. 灰蒿组 Sect. *Artanacetum* Poljak.；AI-5. 腺毛蒿组 Sect. *Viscidipubes* Y. R. Ling；AI-6.白苞蒿组 Sect. *Albibractea* Y. R. Ling；AII龙蒿亚属 Subgen. II. *Dracunculus* Peterm.：AII-7. 龙蒿组 Sect. *Dracuaculus* Bess. AII-8. 牡蒿组 Sect. *Latilobus* Y. R. Ling；AII-9. 球蒿组 Sect. Turaniphytum Y. R. Ling.

*Turaniphytum* (Poljak.) Y. R. Ling是一对姐妹群，并与龙蒿组Sect. *Dracunculus* Bess. 构成姐妹关系。以上与林有润(1982)分类系统比较一致。灰蒿组Sect. *Artanacetum* (Rzazad.) Poljak. 与龙蒿亚属的三个组（龙蒿组、牡蒿组和球蒿组）有较近的亲缘关系，而和其它组的亲缘关系较远。

2. 本研究结果，不同意G. Hegi (1928)关于蒿属包括邻近属若干分支平行发展的观点，不同意T. G. Tutin等(1976)简单地将蒿属划分为艾组Sect. *Artemisia* (incl. Sect. *Absinthium* (Miller) DC. and Sect. *Seriphidium* Bess.)和龙蒿组

Sect。*Dracunculus* Bess. 的观点，不同意苏联学者 P. P. Poljakov (1962) 建立球蒿属 *Turaniphytum* Poljak.，而支持林有润1982归并在龙蒿亚属中为球蒿组；同时也支持他提出的蒿属与蒿自然群的演化假说(1982)和亲蒿作为一个独立的属的观点(1978，1987)。

3．在世界蒿属中灰蒿组的位置值得讨论。它曾作为一个独立的属或蒿亚属下一个独立的组，它是蒿属中唯一具有头状花序排成伞房状圆锥花序的组。林有润 (1982) 曾指出这可能该祖先是蒿属原始种与菊蒿属 (*Tanacetum* Linn.) 原始种杂交产生的后代留传至今，成为花序排列上近似于两自然群的过渡性特征。从形态特征如两性花孕育接近蒿亚属，而从谱系分支得出的结论却接近于龙蒿亚属，然而其头状花序中央两性花孕育不可能归在龙蒿亚属中，因而建议在蒿属下建立一个新亚属，灰蒿亚属。Subgen. *Artanacetum* ( Rzazad ) Y. R. Ling et L. Jiang comb. nov. —— *Artanacetum* Rzazad. in Not. Acad. Sci. Azerb. Sci. Azerb. SSR. 3. 1957.——*Artemisia* Linn. Sect. *Artanacetum* (Rzazad.) Poljak. Fl. USSR. 26：524. 1961.

## ABSTRACT

The cladistic analysis of *Artemisia* Linn. and its allied genera would be an interesting conclusion, which supports the hypothesis of Y. R.Ling (1982) on the system and the relationship of *Artemisia* Linn. in. China as well as established genera *Elachanthemum* Ling et Y. R. Ling and *Stilpnolepis* Krasch.But the cladistics would show Sect. *Artanacetum*(Rzazad.) Poljak. has closer affinities to Subgen. *Dracunculus* (Bess.) Peterm.) than that to Subgen. *Artemisia*, even if it contains the fertile hermaphrodite florets in the capitula , and which are arranged in corymb in corymb paniculate inflorescences , that differ from the sterile hermaphrodite florets in the capitula and which are in other types of inflorescences in Subgen. *Dracunculus* (Bess.) Peterm. Besides, according to the analysis authors recommend to raise a new Subgen. *Artanacetum* (Rzazad.) Y. R. Ling et L. Jiang instead of Sect. *Artanacetum*.(Rzazad.)Poljak. in *Artemisia* Linn.

**Key words** *Artemisia* Linn; Gres *Artemisiae*; Gres *Picrothamni*; Cladistic analysis

## 参　考　文　献

〔1〕 中国科学院植物研究所主编，1983：中国高等植物图鉴，第四册，科学出版社，北京。
〔2〕 ————————；1983；中国高等植物科属检索表，科学出版社，北京。
〔3〕 石　铸，1978：画笔菊属，中国菊科的一个新属，植物分类学报，16(2)：86—89。
〔4〕 林　镕；林有润，1978：菊科一新属——亲蒿属，植物分类学报 16(1)：61—65。
〔5〕 林有润，菊科栉叶蒿属小资料，植物分类学报 18(1)：86—88。
〔6〕 林有润，1980；西藏蒿属与绢蒿属新分类群，植物分类学报 18(4)··504—513。
〔7〕 林有润，1981；论西藏蒿属植物区，南京林产工业学院学报 1：81—105。

〔8〕 ——，1982：论蒿属的演化系统兼论蒿属与邻近属的亲缘关系，植物研究 2(2)：1—60。
〔9〕 ——；1987：关于亲蒿属与百花蒿属异同的商榷，植物分类学报 25(5)：390—392。
〔10〕 ——；1988：中国绢蒿属志，植物研究 8(3)：111—123。
〔11〕 ——；1988：中国蒿属志，植物研究 8(4)1—61。
〔12〕 ——；1991：中国植物志 76(2)，科学出版社，北京。
〔13〕 周镇荣等，1983：分支系统学译文集，科学出版社，北京。
〔14〕 Bremer, K. 1987: Tribal interrelationships of the Asteraceae. Cladistics, 3：210—250.
〔15〕 Cronquist, A. 1955: Phylogence and Taxonomy of Compositae. The American Midland Natuvalist, 53(2)：478—511.
〔16〕 Eldredge, N. & Cracraft, J. 1980：Phylogenetic patterns and the evolutionary process. Columbia Univ. Press, New York.
〔17〕 Farris, J. S. , 1970: Methods For Computing wagner trees. Syst. Zool. 19：83—92.
〔18〕 ——, 1983: The logical basis of phylogenetic analysis. in Platnick, N. & V. A. Funk (eds.) Advances in cladistics. 2：7—36.
〔19〕 Hegi, G., 1928: Illustrierte Flora Von Mittel-Europa 6(1-2). Verlag, Berlin.
〔20〕 Hennig, W., 1966: Phylogenetic Systematics. Univ. Illinois Press, Urbana.
〔21〕 Heywood, V. H., J. B. Harborne & B. L. Turner, 1977: The Biology and Chemistry of the Compositae, 1—2. Academic press, New York.
〔22〕 ——, 1984: The Current Scene in Plant Taxonomy, Systematics Association Special Volume 25：3—21. Academic press, London and Orlando.
〔23〕 Humphries, C. J. & V. A. Funk 1984: Cladistic methodology in V. H. Heywood, D. M. Moore(eds) Current concepts in plant taxonomy. Academic Press, Orlando.
〔24〕 ————, & L. R. Parenti 1984: Cladistic biogeography. Clarendon Press, Oxford.
〔25〕 Kitamura, S. 1937—1957: Compositae Japonicae. The Memoirs of the College of Science, Kyoto Imperial Univ.
〔26〕 Platnick, N. I. & G. Nelson 1978: Amethod of analysis for historical biogeography. Syst. Zool., 27：1—16.
〔27〕 Tutin, T. G. 1976: Artemisia. in T. G. Tutin et al. Flora Europaea 4; 178—186. Cambridge Univ. Press, London.
〔28〕 Watrous, L. E., & Q. D. Wheeler 1981: The outgroup comparison method of character analysis. Syst. Zool. 30：1—11.
〔29〕 Wiley, E. O. 1981: Phylogenetics：The Theory and practice of phylogenetic systematics. John Wiley & Sons, New York.
〔30〕 КрашенийнниковИ. М. 1946: Новый Новьдй Род грюый, Бот. Герб. БИН АН СССР, 9.
〔31〕 Поляков, П. П. 1955; Два новых рода сем. сложноцветных (1. Ajania P. Pol. N., 2Neopallasld P PolБот. Герб. Бот. инст. АН СССР, 17.
〔32〕 Поляков, 1961; Флора СССР, 26. М.-Л., Изд-во Акад. наук СССР.
〔33〕 Черепанов, С. К. 1973: Свод дополненийи измененийкФлора СССР 1—30 М.-Л. , Изд-во Акад. Наук СССР.